ARTICULATA 2003 18 (2): 151 - 178 ÖKOLOGIE

Zur Bedeutung von Beweidung und Störstellen für Tierarten am Beispiel der Verteilung von Feldheuschreckengelegen im Grünland

Björn Schulz

Abstract

Most of the northern German acridoids lay their egg-pods into the soil. The species occurring in the investigation area "upper river Eider valley" showed different preferences in their choice of oviposition sites. Oviposition took place at certain habitat patches, that differed from the surrounding area and the adult habitats by higher portions of bare soil and lower vegetation. In these patches up to 60 egg-pods per 0,1 m² were found. Oviposition habitats are only rarely taken into account, though they differ significantly from the habitat of adult grasshoppers. It is shown, that disturbances of the soil surface by small mammals, ants and cattle play an important role in providing suitable oviposition sites for many species e.g. *Ch. apricarius* and the endangered species *Chorthippus montanus* and *Stethophyma grossum*.

In contrast to previous investigations in the laboratory by various authors this paper presents results obtained in the field.

Zusammenfassung

Bei einem großen Teil der heimischen Feldheuschreckenarten findet die Eiablage in den Boden statt. Die im Untersuchungsgebiet „Oberes Eidertal" vorkommenden Feldheuschreckenarten zeigen bei der Wahl ihres Eiablageplatzes Präferenzen für besonders strukturierte Stellen, an denen bis zu 60 Gelege pro 0,1 m² nachgewiesen wurden. Die Eiablage findet bei den betrachteten Arten an Stellen statt, die sich durch höheren Offenbodenanteil oder geringere Vegetationshöhe von den sonst bevorzugten Aufenthaltsorten der adulten Tiere unterscheiden. Die Eiablageplätze stellen nur einen kleinen Ausschnitt des Imaginallebensraumes dar, sind dabei essentielle, in bisherigen Untersuchungen aber meist vernachlässigte Bausteine des Gesamtlebensraumes. Eine entscheidende Rolle bei der Schaffung der Eiablageplätze für z.T. gefährdete Arten wie *Chorthippus montanus*, *Ch. apricarius* und *Stethophyma grossum* spielen Kleinsäuger und Ameisen, aber auch Weidetiere, die durch ihre Wühltätigkeit, ihren Tritt oder andere Störungen geeignete Eiablageplätze schaffen können.

Diese Untersuchung stellt im Gegensatz zu den meisten bisher publizierten Studien über die Wahl der Eiablageplätze Ergebnisse vor, die direkt im Freiland an verschieden strukturierten Stellen und nicht in Laborversuchen gewonnen wurden.

Einleitung und Fragestellung

Feldheuschrecken sind eine viel beachtete und verhältnismäßig gut erforschte Artengruppe, die vielfach als Forschungsobjekt bei der Untersuchung des Einflusses unterschiedlicher Grünland-Bewirtschaftungsmaßnahmen auf Tierarten herangezogen werden (KÜHN et al. 1996, FRICKE & NORDHEIM 1992, DÜLGE et al. 1992). Doch werden in diesen Untersuchungen in der Regel nur die adulten Tiere berücksichtigt, z.T. mit der Konsequenz, dass Abhängigkeiten des Vorkommens der Heuschrecken nur unzureichend erkannt und sogar Fehleinschätzungen getroffen werden können (BRUCKHAUS 1988). Denn mindestens ebenso wichtig wie die Eignung eines Raumes als Lebensraum für die adulten Heuschrecken – und nur die wird in aller Regel untersucht – ist die Eignung eines Raumes für die Reproduktion der Heuschrecken. Bei den so genannten Mehrfachhabitatnutzern (z.B. Tagfalter und Vögel), die je nach Lebensstadium unterschiedliche Ansprüche an ihren Lebensraum haben, werden seit langem auch die Reproduktionshabitate in die Untersuchungsprogramme einbezogen. So sagt der Nachweis von Präimaginalstadien bei einer Vielzahl von Tagfaltern sogar mehr über die Eignung eines Raumes als Lebensstätte aus, als der Nachweis der adulten Stadien (HERRMANN 1999). Doch auch bei den Heuschrecken wurde erkannt, dass die Wahl des Eiablageortes durch die Imagines unabhängig von ihren „eigenen" ökologischen Ansprüchen erfolgt und dass die Reproduktionshabitate von den Imaginalhabitaten unterschiedlich sein können (CHERILL & BROWN 1990, RECK 2003). Der Präsenz geeigneter Embryonalentwicklungshabitate kommt aber eine bedeutende Rolle für den Populationserhalt zu (BRUCKHAUS & DETZEL 1998). So wiesen manche Autoren bereits sehr früh darauf hin, dass die Embryonen oder auch die Larven der Heuschrecken sehr enge Lebensraumansprüche haben, während sich die adulten Tiere in den Raum um den Schlupfort herum ausbreiten (OSCHMANN 1973). Die meisten Autoren, die eine Bedeutung der Embryonallebensräume erkannt haben, weisen zwar auf ihre vermutliche Wichtigkeit hin (WOLF 1987, MALKUS et al. 1996), sie bleiben aber bei Vermutungen und zeigen keine weitergehenden Untersuchungen dazu. Genauere Studien zu diesem Thema werden nur in Einzelfällen vorgestellt, vor allem wurden Laboruntersuchungen zum Eiablageverhalten (CHOUDHURI 1958, KORN-KREMER 1963, INGRISCH & BOEKHOLT 1982) bzw. zur Embryonalentwicklung (INGRISCH 1983, CHLADNY & WHITMAN 1998, BRUCKHAUS 1990, CHERILL 2002) durchgeführt, systematische Freilanduntersuchungen sind sehr seltene Ausnahmen (z.B. GRAYSON & HASSALL 1985, FISHER 1992). Literatur zum Einfluss der Beweidung auf die Reproduktion bzw. die Embryonallebensräume der Feldheuschrecken konnte nicht gefunden werden. Dabei wurde von OSCHMANN (1973) bereits sehr früh auf die mögliche Bedeutung der Embryonallebensräume hingewiesen. Die Frage, ob die Vegetation einen Einfluss auf die Verbreitung der Heuschrecken hat, kann seiner Meinung nach erst dann beantwortet werden, „wenn man ein in der ökologischen Fragestellung bisher vollkommen vernachlässigtes Entwicklungsstadium, das Ei, in die Betrachtung einbezieht. Über die Eiablageplätze besitzen wir freilich nur sehr geringe Kenntnisse". Auch BRUCKHAUS & DETZEL (1998) betonen die bisher kaum beachtete aber dennoch große Bedeutung der Entwicklungsstadien für die Lebensraumbindung der Feldheuschrecken.

Die vorliegende Untersuchung wurde im Rahmen der Forschungen über den Einfluss einer extensiven Beweidung auf Feldheuschrecken durchgeführt und sollte klären, ob innerhalb der von Heuschrecken besiedelten Räume die Eiablagehabitate homogen verteilt sind oder an besonders strukturierten Stellen geklumpt vorkommen. Dabei sollten insbesondere die für extensiv genutztes Grünland charakteristischen Strukturen in ihrer Bedeutung für die Reproduktion der Feldheuschrecken untersucht werden, nämlich langgrasige und kurzgrasige Bereiche sowie die innerhalb dieser Bereiche vorkommenden Störstellen.

Material und Methoden

Determination der Präimaginalstadien

Larven

Die Bestimmung der Larvenstadien und Arten erfolgte nach dem von OSCHMANN (1968) erarbeiteten Schlüssel. Die Larven wurden nach Probenahmestellen getrennt gesammelt, im Labor mit Essigsäureethylether-Dämpfen betäubt, unter dem Binokular bestimmt und wieder frei gelassen. Bereits im Gelände bestimmt wurden die Larven nur an Stellen mit überschaubarem Artenspektrum (Vorkommen der leicht unterscheidbaren *S. grossum*, *Ch. montanus / parallelus* und *Ch. albomarginatus*). Nicht unterschieden werden konnten die Larven von *Ch. montanus* und *Ch. parallelus*. Allerdings erlaubt die vikariierende Lebensraumwahl eine Unterscheidung der Larvenstadien beider Arten anhand des untersuchten Lebensraumtyps.

Zur Überprüfung der Bestimmungsarbeit wurden anfangs zahlreiche determinierte Individuen derselben Art in Aufzuchtkäfige überführt und als Imagines erneut bestimmt. Frisch geschlüpfte, oft noch blassgelbe Larven der Gattung *Chorthippus* sind kaum zu unterscheiden. In solchen Fällen muss entweder auf die Bestimmung bis zur Art verzichtet werden oder die anhand der Form der Halschildseitenkiele leichter erkenntliche Zugehörigkeit zur Untergattung (*Glyptobothrus* oder *Chorthippus*) notiert werden. Eine weitere Möglichkeit ist, die Tiere in Aufzuchtkäfige zu überführen und zu einem späteren Zeitpunkt zu determinieren.

Gelege

Zur Bestimmung der Eipakete der Feldheuschrecken wurden die Arbeiten von WALOFF (1950) und ZIMIN (1938) herangezogen. Der erste Schlüssel berücksichtigt nicht alle vorkommenden Arten, der andere hingegen viel zu viele Arten und so wurde ein eigener Bestimmungsschlüssel für die im Eidertal häufig vorkommenden Feldheuschrecken entwickelt (siehe Anhang). Einige Imagines der an den Untersuchungsflächen vorkommenden Arten wurden im Jahr zuvor in Käfigen gehalten und die abgelegten Eipakete als Referenzmaterial herangezogen.

Die Gelege von *Ch. montanus* und *Ch. parallelus* konnten nicht unterschieden werden. Die im Niedermoor in *Ch. montanus*-Imaginallebensräumen gefundenen Gelege wurden dieser Art, die Gelege der Probestellen auf Mineralboden wurden *Ch. parallelus* zugeordnet.

Ermittlung der Gelegedichten

An Stellen, an denen die Gelegedichten ermittelt werden sollten, wurden Probeflächen einer Größe von 0,1 m² abgemessen und bis zu einer Tiefe von 5 cm mit Hilfe eines Spatens entnommen. Die gekennzeichneten Proben wurden dann bis zur Aufbereitung im Labor in Leinensäcken einzeln aufbewahrt. Die weitere Aufbereitung erfolgte mittels einer Wurzelwaschanlage, in der Bodenproben von 100 cm³ Größe halbautomatisiert durchgespült wurden. Dabei trennten sich das faserige Pflanzenmaterial und alle Bodenpartikel über 3 mm Größe von der restlichen Substanz ab. Der Siebrest wurde dann in einen Trockenschrank gegeben und einige Tage bei ca. 30 °C getrocknet. Dieser von ca. 4,5 l bei der Probennahme auf einige dl reduzierte Rest konnte dann von Hand nach Gelegen durchgesucht werden. Für diese aufwändige Prozedur wurden je Probe insgesamt ca. 1,5 bis 2 Stunden benötigt.

Ermittlung der Schlupfraten



Abb. 1: Die zur Ermittlung der Schlupfraten verwendeten Schlupfkäfige. Hier ist das Absaugen der im Käfig befindlichen Larven mittels eines umgebauten Laubsaugers gezeigt.

Zur Ermittlung der Schlupfraten wurden Schlupfkäfige (Abb 1.) verwendet, die eine quadratische Grundfläche von 1 m² bei einer Höhe von 1 m besaßen. Sie bestanden aus ¾-Zoll-Eisenrohren, die an den Ecken durch Kee-Klamp-Dreieckverbinder montiert wurden. Über diese Gestängekonstruktion konnte dann ein Zelt aus Gaze (graue PVC-ummantelte Glasseide der Firma Fugafill mit ca. 1,2 mm Maschenweite) gestülpt werden. Die Zelte besaßen einen an der Frontseite eingenähten Reißverschluss, der die Arbeit im Schlupfkäfig ermöglichte. An den am Boden aufliegenden Seiten war ein 30 cm breiter beschichteter Streifen angenäht. Zahlreiche Zeltnägel befestigten diesen Streifen im Boden und verhinderten damit sowohl das Umkippen der Käfige als auch das Entweichen von Heuschrecken. Die in den Käfigen geschlüpften Larven wurden

mit Hilfe eines umgebauten Laubsaugers eingesammelt. Anschließend wurde die Vegetation in den Schlupfkäfigen bodennah abgetrennt und entfernt (und noch nicht erfasste Tiere eingesammelt), um in allen Kästen ähnliche klimatische Bedingungen an der Bodenoberfläche herrschen zu lassen. Dieses geschah in Abständen von ca. 1 Woche über die gesamte Periode des Larvenschlupfes von Mitte Mai bis Mitte Juli an insgesamt sieben Terminen.

Die Untersuchungsflächen

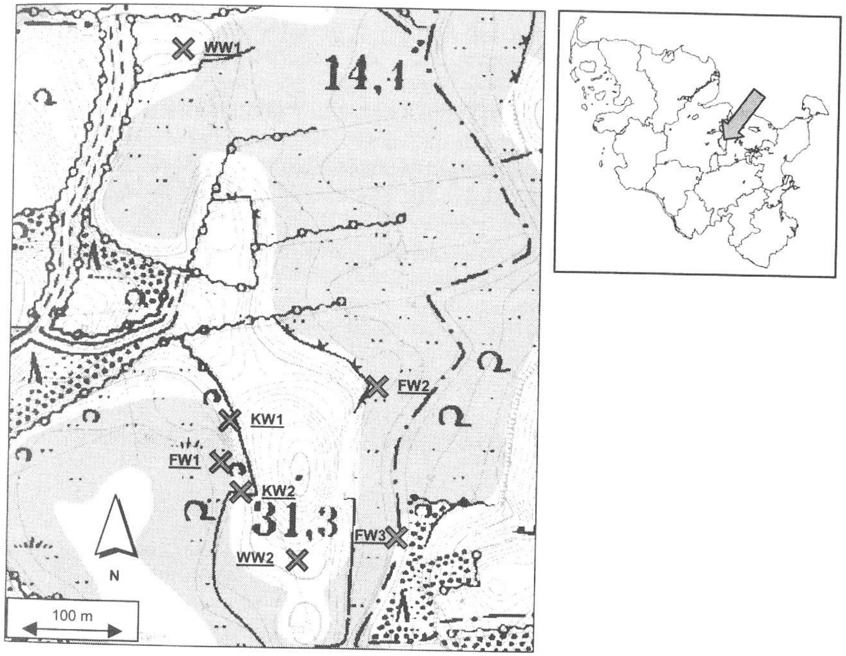


Abb. 2: Die Flächen, an denen Untersuchungen zur Präimaginalökologie der Feldheuschrecken durchgeführt wurden (graue Flächen: Niedermoor, weiße Flächen: Mineralboden).

Feuchtgrünland

Die niedermoorgeprägten Flächen des Eidertals sind meist zoniert aufgebaut. An ihrem Randbereich zum Mineralboden hin befindet sich ein mehr oder weniger breiter Streifen von den Rindern stark frequentierten und deshalb verbissenen und teils zertretenen Feuchtgrünlandes, an den sich Zonen abnehmender Nutzungsintensität (d.h. Verbiss- und Trittintensität) anschließen. Diesen folgen die z.T. großflächigen, nur äußerst sporadisch von Rindern genutzten Seggenriede, Röhrichte oder Brennnesselfluren.

Auf den genannten Teilflächen sind z.T. stark unterschiedliche Individuendichten der adulten Feldheuschrecken zu beobachten. Hierfür ist sicherlich die Präferenz für bestimmte Vegetationshöhen und Brachestadien verantwortlich. Unerklärt bleibt aber, dass zur Zeit des Larvenschlupfes kleine Teilbereiche extrem hohe Dichten an Larven aufweisen, während in anderen Flächen keine einzige nachzuweisen ist. Die Eiablagehabitate und Habitatansprüche der Präimaginalstadien (Embryonen und Larven) der hygrophilen Feldheuschrecken scheinen von den sonstigen Aufenthaltspräferenzen der Imagines abzuweichen, was an folgenden Standorten überprüft werden sollte:

In der Feuchtwiese 1 (**FW1**) (Abb. 3) kamen in den Jahren 2000 und 2001 die Arten *S. grossum*, *Ch. montanus* und *Ch. albomarginatus* in z.T. sehr individuenreichen Beständen vor. Es handelt sich bei dieser Feuchtwiese um einen ca. 0,3 ha großen in weiten Teilen vom Vieh gemiedenen Großseggen-dominierten Bestand, der am Rand in einen stärker beweideten Flutrasen übergeht. Insgesamt 20 Schlupfkäfige wurden wie in Abb. 3 gezeigt zur Ermittlung der Schlupfraten aufgestellt. Zur Ermittlung der Gelegedichte wurden neun Bodenproben entnommen, jeweils drei Proben im Übergangsbereich zwischen Flutrasen und Großseggenried, am Rand des Großseggenriedes und im zentralen Teil des Großseggenriedes.

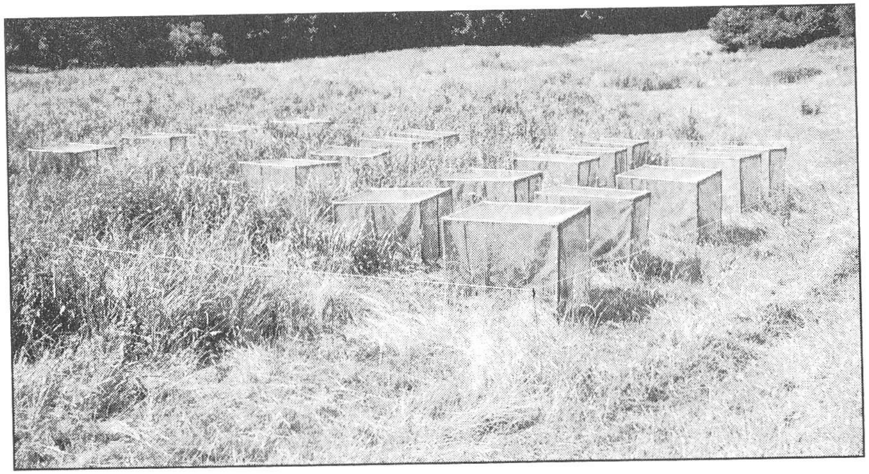


Abb. 3: Die Anordnung der Schlupfkästen in der Untersuchungsfläche FW1. Je fünf Kästen befinden sich in den Bereichen (von rechts nach links):
a) intensiv beweidet und poaceendominiert,
b) mäßig beweidet, Störstellen-reich, Poaceen und Cyperaceen
c) Rand des unbeweideten Großseggenriedes
d) unbeweidetes Großseggenried

Bei der Untersuchungsfläche **FW2** handelt es sich um eine ähnliche Situation. Drei Schlupfkästen wurden im regelmäßig beweideten und poaceenreichen Flutrasen aufgestellt, vier Schlupfkästen wurden in der direkt angrenzenden hochstaudenreichen und kaum beweideten Fläche aufgestellt.
Der Großteil der Fläche der ca. 300 m² großen Feuchtwiese **FW3** war homogen niedrigwüchsig, Trittstellen kamen hier nicht vor. Einige m² vor allem zur anschließenden Brache hin waren jedoch durch fleckenhaft verteilte Trittsiegel der Rinder geprägt. Jeweils drei Bodenproben wurden zur Bestimmung der Gelegedichte aus den trittbeeinflussten und den ungestörten Flächen entnommen.

Grünland auf Mineralbodenstandorten

Das Grünland auf Mineralbodenstandorten wird unterschiedlich stark von den Rindern genutzt, zunächst entstehen ungenutzte hochwüchsige Bereiche, die später wegen der Präsenz von Weideunkräutern gemieden werden. Andere Teilbereiche hingegen werden ständig befressen und sind aus diesem Grund ständig kurzgrasig. An stark frequentierten Stellen wird darüber hinaus die Grasnarbe gestört, kleinflächige Offenbodenstellen entstehen. Zusätzlich zu diesen von Rindern geschaffenen Offenbodenstellen kommen Kleinsäugerbauten hinzu. Diese drei Strukturtypen sollten vergleichend in ihrer Bedeutung für die Eiablage und damit die Reproduktion von Heuschrecken untersucht werden.

Die Untersuchungsfläche **KW1** ist charakterisiert durch das Nebeneinander einer von der Beweidung ausgenommenen zwei Jahre alten „exclosure"-Fläche und einer intensiv beweideten und leicht zertretenen Weißklee-Weidelgras-Fläche. Durch beide Teilflächen erstreckt sich ein kleiner Bodenwall, der sowohl im exclosure als auch in der beweideten Fläche kleinräumig schwachwüchsigere und wärmebegünstigte Verhältnisse bietet. Auf dieser Fläche wurden insgesamt zwölf Schlupfkästen aufgestellt und bei 23 Bodenproben die Gelegedichten bestimmt. An der Untersuchungsfläche **KW2** wurden 3 Käfige ebenfalls auf einem kleinen Bodenwall und 3 Käfige 2 m neben dem Bodenwall aufgestellt und die Larvendichten ermittelt. Jeweils drei Bodenproben wurden auf dem Wall und in 1 m sowie in 5 m Entfernung von dem Wall entnommen. Wegen der zu KW1 ähnlichen Situation werden die Ergebnisse zusammen mit diesen vorgestellt.

Die Untersuchungsfläche **WW2** zeichnete sich durch eine heterogene Beweidungsintensität aus, wodurch es zu einem ausgeprägten Wechsel von abgegraster niedriger Vegetation und an Weideunkräutern reicher und deshalb hochwüchsiger Vegetation kam. Solche Flächen bieten vor allem *Ch. apricarius* aber auch *Ch. parallelus* und *Ch. albomarginatus* geeignete Lebensbedingungen. Auffallend auf diesen Flächen war die hohe Dichte an Kleinsäugerbauten, auf denen im Spätsommer häufig sonnende Imagines der genannten Arten zu beobachten sind. Zur Ermittlung der Bedeutung der Sonderstrukturen im Vergleich zu lang- oder kurzgrasigen Bereichen für die Reproduktion der Feldheuschrecken, wurden Bodenproben direkt aus den Kleinsäugerbauten und aus der Fläche neben diesen entnommen und nach Gelegen durchsucht.

Ergebnisse

Die Verteilung der Feldheuschreckengelege unter dem Einfluss der Weidetiere

Tab. 1: Kurzcharakteristik der nach Gelegedichten untersuchten und in Gruppen eingeteilten Standorte (Abkürzungen: C_mon: *Ch. montanus*, C_par: *Ch. parallelus*, C_alb: *Ch. albomarginatus*, C_apr: *Ch. apricarius*, S_gro: *S. grossum*)

		Name	***n á 0,1 m²***	***Standorts-Charakteristik***	***Veg.-Deckung***	***Σ Gelege***	***Gelege pro Art***
Feuchtgrünland		FW1_b	3	Kurzgrasig, Süßgräserdominanz, eingestreute Hochstauden, trittbeeinflusst & beweidet	75 %	23	C_mon: 14 S_gro: 9
Feuchtgrünland		FW1_c	3	Hochwüchsig, Großseggendominanz, viel Streu, kein Beweidungseinfluss	100 %	0	
Feuchtgrünland		FW1_d	3	Hochwüchsig, Großseggendominanz, viel Streu, kein Beweidungseinfluss	100 %	0	
Feuchtgrünland		FW3_a	3	Kurzgrasig, Süßgräserdominanz, Bodenoberfläche bultig	70 %	25	C_alb: 4 C_mon: 21
Feuchtgrünland		FW3_b	3	Kurzgrasig, Süßgräserdominanz, Bodenoberfläche eben	100 %	7	C_mon: 7
Grünland auf Mineralboden	Stark beweidet	Kurzgrasig	6	Kurzgrasig, Süßgräserdominanz, meist < 10 cm, kleinfl. intensiv & homogen beweidet	95 %	0	
Grünland auf Mineralboden	Stark beweidet	SoStOrt	10	Kurzgrasig, reich an Störstellen (Tritt, Kleinsäuger), sonst kleinfl. intensiv & homogen beweidet	67 %	14	C_alb: 8 C_par: 6
Grünland auf Mineralboden	Aktuell unbeweidet	Langgrasig	10	Langgrasig, Süßgräserdominanz, in exclosure bzw. aktuell unbeweidet	100 %	2	C_alb: 1 C_par: 1
Grünland auf Mineralboden	Aktuell unbeweidet	SoStOrt	6	Störstellen (Kleinsäuger) und Sonderstandorte (Wall) im homogen langrasigen Grünland	50 %	26	C_alb: 6 C_apr: 9 C_par: 11
Grünland auf Mineralboden	Heterogen beweidet	Langgrasig	3	Langgrasige Bereiche innerh. kleinräumig heterogen beweideten Grünlandes	100 %	7	C_alb: 6 C_par: 1
Grünland auf Mineralboden	Heterogen beweidet	Kurzgrasig	3	Kurzgrasige Bereiche innerh. kleinräumig heterogen beweideten Grünlandes	100 %	3	C_par: 3
Grünland auf Mineralboden	Heterogen beweidet	SoStOrt	3	Sonderstandort (Maulwurfhaufen) innerh. kleinräumig heterogen beweideten Grünlandes	10 %	135 (!)	C_alb: 41 C_apr: 53 C_par: 41

Feuchtgrünland

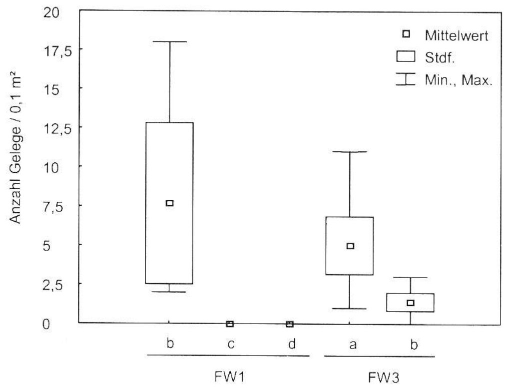


Abb. 4: Gelegedichten an den verschieden strukturierten Habitaten (je n = 3) in den Feuchtwiesen FW1 und FW3 (FW1_b ist signifikant unterschiedlich zu FW1_c und FW1_d (Mann-Whitney-U-Test, $p < 0,05$), der Unterschied zwischen FW3_a und FW3_b ist bei der geringen Stichprobe nicht signifikant ($p = 0,17$)).

In den drei untersuchten Zonen am Standort FW1 sind nur innerhalb des kurzgrasigen und trittbeeinflussten Bereiches Gelege nachgewiesen worden (7,7 Gelege / 0,1 m², n = 3 mit 23 Gelegen, *Ch. montanus* = 14, *S. grossum* = 9) (Abb. 4). In den seggendominierten Zonen (zur Standortscharakteristik siehe Tab. 1) waren keine Gelege.

Am Standort FW3 ist die Gelegedichte im stärker trittbeeinflussten Bereich ebenfalls sehr viel höher (5 Gelege / 0,1 m², n = 5 mit 25 Gelegen, *Ch. montanus* = 21, *Ch. albomarginatus* = 4) als im direkt benachbarten, ebenfalls beweideten aber störstellenfreien Bereich (1,4 Gelege / 0,1 m², n = 5 mit 7 Gelegen, *Ch. montanus* = 7).
Sowohl am Standort FW1 als auch an FW3 ist erkennbar, dass Feldheuschrecken kleinräumig die durch Weidetiere stärker beeinflussten Teilflächen als Eiablageplatz bevorzugen.

Die Bedeutung der Trittstellen ist dabei aufgrund der verwendeten Methode sicherlich noch unterschätzt worden. Denn bei der Probenahme wurde innerhalb der abgegrenzten Zonen nicht weiter unterschieden nach Offenbodenstellen bzw. bewachsenen Stellen, eine entnommene 0,1 m² umfassende Probe enthielt stets beides. Die mehrfach im Freiland beobachtete Eiablage der Weibchen erfolgte jedoch meist direkt an den Störstellen. Deshalb ist zu erwarten, dass eine noch kleinräumigere Differenzierung innerhalb der Zonen nach Störstellen und bewachsenen Bereichen noch höhere Unterschiede ergeben könnte. Dabei ist allerdings zu berücksichtigen, dass bei abnehmender Probengröße die Wahrscheinlichkeit des Zerstörens der Gelege durch die Probenahme zunimmt.

Grünland auf Mineralboden

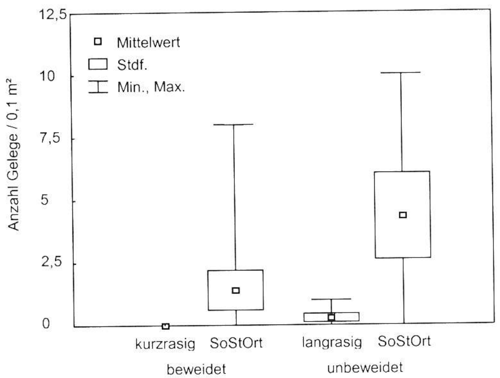


Abb. 5: Gelegedichten in verschieden strukturierten Habitaten im beweideten und unbeweideten mineralischen Grünland (SoStOrt: Probenahme aus einem Sonderstandort innerhalb der charakteristischen Vegetation, Grünland: Probenahme aus der charakteristischen Vegetation dieses Standortes)

Im beweideten Grünland sind in direkter Nachbarschaft zum exclosure sind trotz hoher Probenzahl keine Gelege in der charakteristischen kurzgrasigen Vegetation zu finden (n = 6 mit 0 Gelegen) (Abb. 5). Relativ hohe Gelegedichten (1,4 Gelege / 0,1 m²) weisen die Sonderstandorte innerhalb dieses Lebensraumes auf (n = 10 mit 14 Gelegen: *Ch. albomarginatus* = 8, *Ch. parallelus* = 6).

Ebenfalls große Unterschiede zwischen den untersuchten Standortstypen treten im unbeweideten Grünland auf. In den aus der ungestörten und langgrasigen Vegetation entnommenen Proben sind lediglich 0,3 Gelege / 0,1 m² gefunden worden (n = 7 mit 2 Gelegen: *Ch. parallelus* = 1, *Ch. albomarginatus* = 1) (Abb. 5). An den Sonderstandorten hingegen wurden 4,3 Gelege / 0,1 m² nachgewiesen (n = 6 mit 26 Gelegen: *Ch. parallelus* = 11, *Ch. albomarginatus* = 6, *Ch. apricarius* = 9).

Auf der heterogen beweideten Weidelgrasweide befanden sich neben lang- und kurzgrasigen Bereichen zahlreiche Offenbodenstellen (meist Kleinsäugerbauten). Während sowohl an den lang- als auch an den kurzrasigen Stellen nur einzelne Gelege zweier eurytoper Arten gefunden wurden (langgrasig: 1 Gelege / 0,1 m², n = 3 mit 3 Gelegen, *Ch. parallelus* = 3; kurzgrasig: 2,3 Gelege / 0,1 m², n = 3 mit 7 Gelegen, *Ch. albomarginatus* = 6, *Ch. parallelus* = 1), befanden sich in den Offenbodenstellen außerordentlich hohe Gelegedichten dreier Arten (45 Gelege / 0,1 m², n = 3 mit 135 Gelegen, *Ch. albomarginatus* = 41, *Ch. parallelus* = 41, *Ch. apricarius* = 53) (Abb. 6).

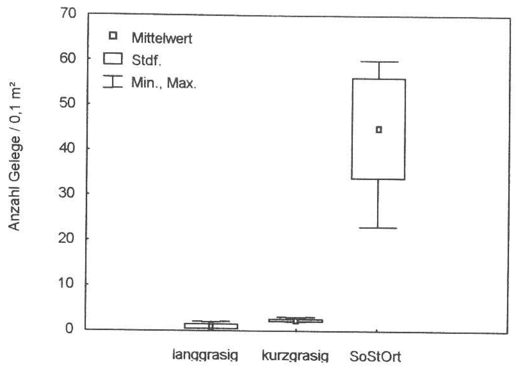


Abb. 6: Gelegedichten auf einer südexponierten, heterogen beweideten mageren Weidelgrasweide. Auf einer möglichst kleinen Fläche (ca. 1 – 2 m²) wurde aus jedem Strukturtyp je eine Bodenprobe entnommen, dies wurde an drei unterschiedlichen Punkten wiederholt (an den langgrasigen Stellen kamen nur Gelege von *Ch. albomarginatus* vor, an den kurzgrasigen nur *Ch. parallelus*, an den Offenbodenstellen (SoStOrt) *Ch. albomarginatus* = 41, *Ch. parallelus* = 41 und *Ch. apricarius* = 52).

Die Verteilung von Feldheuschreckenlarven an durch Beweidung strukturierten Standorten

In zwei durch ein kleinräumiges Muster von Brachflächen und beweideten Bereichen sowie einem exponierten Wall gekennzeichneten Flächen ist die Verteilung der schlüpfenden Larven ausgesprochen heterogen (Abb. 7). In der Untersuchungsfläche KW1 zeigt sich zum einen, dass die Zahl der Larven in den Schlupfkäfigen auf dem Bodenwall signifikant höher ist als neben dem Wall ($p < 0,05$, Wilcoxon-Test für gepaarte Stichproben). Andererseits ist die Zahl der geschlüpften Larven im beweideten Grünland signifikant höher als in der Grünlandbrache ($p < 0,05$, Mann-Whitney-U-Test). Eine außerordentlich große Zahl an Larven (Maximum: 342 Ind./m²) schlüpfte dabei in dem Teil des beweideten Grünlands, welches sich direkt an die unbeweidete Fläche anschließt. Hier wurden in nur zwei Käfigen bzw. auf nur zwei m² mit 539 Larven genauso viele schlüpfende Tiere ermittelt, wie in allen zehn weiteren Käfigen zusammen (549 Larven).

Ein ganz ähnliches Ergebnis bot sich auf einer anderen, ähnlich strukturierten Fläche, bei der sehr viele geschlüpfte Larven (durchschnittlich 202 Ind./m², Maximum: 313 Ind./m²) auf dem kurzgrasigen (die Rinder erreichen solche exponierten Stellen besser und grasen hier bevorzugt) und mit kleinen Offenbodenstellen (Rindertritt und kleine Ameisenbauten) versehenen Bodenwall nachgewiesen wurden. In der direkt benachbarten unbeweideten und deshalb langgrasigen Fläche hingegen schlüpften nur sehr wenige Tiere (5,3 Ind./m²).

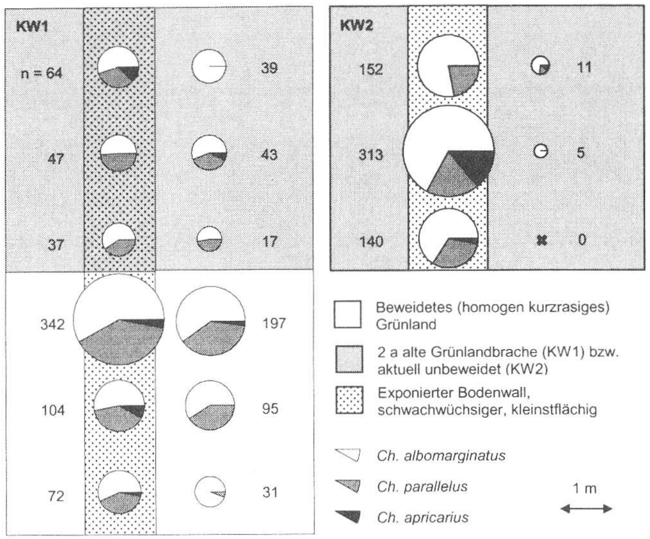


Abb. 7: Anzahl der von Mitte Mai bis Mitte Juli 2002 in den zwölf an Standort KW1 bzw. in den sechs an Standort KW2 aufgestellten 1 m²-Schlupfkäfigen geschlüpften Feldheuschreckenlarven

Bereits die ermittelten Gelegedichten zeigten die besondere Bedeutung des gestörten Übergangsbereiches von Flutrasen zum Großseggenried für die Eiablage der niedermoorbewohnenden Feldheuschrecken. Bei der Ermittlung der Schlupfraten wurde zusätzlich die dem Übergangsbereich vorausgehende Zone einbezogen. Dieser Flutrasen zeichnete sich durch Süßgrasdominanz und eine einheitlich kurzgrasige Vegetation und nur wenige Trittstellen aus.

Alle vorkommenden Arten finden sowohl im Flutrasen (FW1_a) als auch in der Übergangszone (FW1_b) geeignete Eiablage- und Entwicklungsbedingungen (Abb. 8). Dabei zeigen die Arten leicht unterschiedliche Präferenzen. Der eurytope *Ch. albomarginatus* bevorzugt die intensiver genutzten Bereiche, während Larven von *S. grossum* v.a. in der Übergangszone schlüpften. Larven von *Ch. montanus* wurden sowohl in der Flutrasen- als auch in der Übergangszone nachgewiesen. Nur sehr wenige Larven wurden in den im Großseggenried aufgestellten Schlupfkäfigen gefunden.

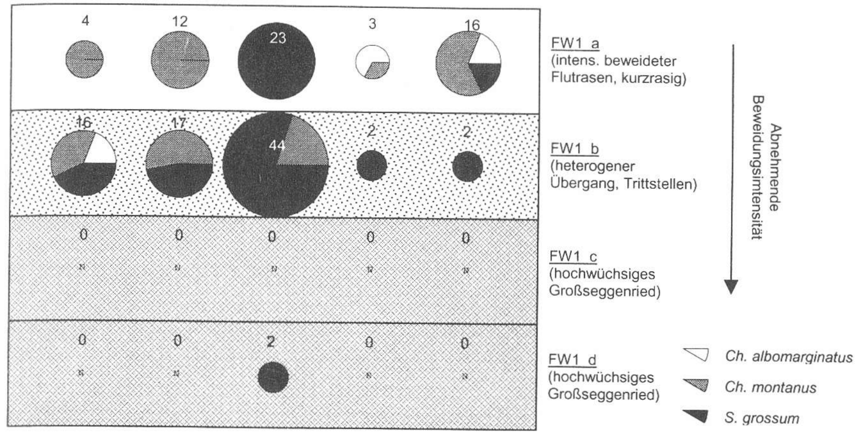


Abb. 8: Anzahl der in den Schlupfkäfigen ermittelten Larven (je fünf Käfige wurden in der FW1 in einem Nutzungsgradienten vom intensiv beweideten, homogen kurzrasigen Flutrasen (FW1_a) über eine Trittstellen-geprägte, heterogene Übergangszone bis (FW1_b) in das homogen hochwüchsige, streureiche Großseggenried (FW1_c und FW1_d) aufgestellt und die von Mitte Mai bis Mitte Juli geschlüpften Larven bestimmt und gezählt.

In einer weiteren der FW1 ähnlichen Untersuchungsfläche wurde nur der direkte Übergangsbereich zwischen beweidetem und brachgefallenem Grünland untersucht. Obwohl die Reihen der Schlupfkästen nur ca. 1 m voneinander entfernt waren, zeigen sich auch hier erhebliche Unterschiede in den Zahlen der geschlüpften Larven. Nur im von den Rindern genutzten und strukturierten Bereich konnten Larven nachgewiesen werden.

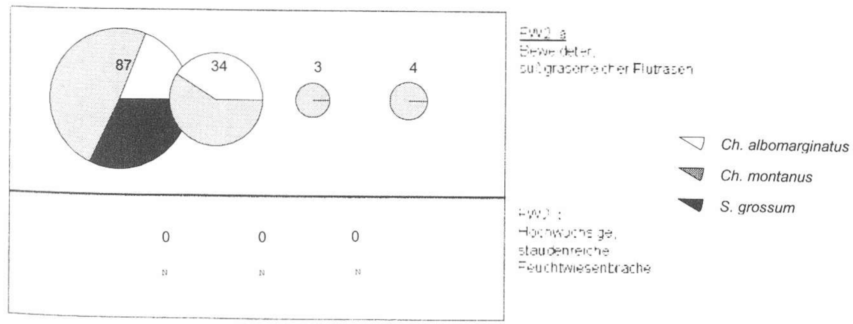


Abb. 9: Anzahl und Art der in den Schlupfkäfigen (vier Käfige in FW2_a und drei in FW2_b) von Mitte Mai bis Mitte Juli geschlüpften Larven.

Diskussion

Die artspezifischen Ansprüche an das Reproduktionshabitat

Chorthippus albomarginatus – Weißrandiger Grashüpfer

Der Weißrandige Grashüpfer ist eine in Norddeutschland generell häufige Art (WINKLER 2000, GREIN 1990), die eine weite Amplitude an feuchten und trockenen Grünlandlebensräumen besiedelt. Die Eipakete werden nach eigenen Beobachtungen (Eikokons waren stets außen mit Bodenpartikeln verklebt) und (KIECHLE 1998) in den Boden abgelegt, andere Autoren betonen eine Ablage an die Basis von Grasscheiden (WALOFF 1950). Darüber hinaus scheint die Art auch unerwartete Stellen zur Eiablage zu nutzen. So beobachtete KARELINA (1957, zit. in UVAROV 1977) eine Eiablage in oder direkt neben große Haufen von Pferdedung und von OSCHMANN (1973) wird eine Konzentration junger Larven auf Komposthaufen beschrieben, was eine Eiablage dort vermuten lässt. Der an den Lebensstätten im Eidertal häufig vorgekommene Rinderdung wurde nicht nach Gelegen untersucht, aber eine (versehentliche?) Eiablage an solchen Stellen erscheint möglich, weniger allerdings das Überleben der Embryonen. Viel wahrscheinlicher ist die Bevorzugung dieser kleinklimatisch günstigen Standorte zum Sonnen, welches bei den Imagines häufig beobachtet werden kann.
Auf organischen Böden konnten Gelege dieser Art nur in kurzgrasiger Vegetation sowie an durch Tritt beeinflussten Stellen nachgewiesen werden. Auch auf Mineralböden haben die offenbodenreichen Sonderstandorte eine besondere Bedeutung für die Eiablage. Die Art kann aufgrund ihrer Eiablage im und über dem Boden in allen untersuchten Strukturtypen (lang- und kurzgrasig, offenbodenreiche Sonderstandorte) ihre Gelege platzieren und ist damit und auch wegen ihrer großen Trockenresistenz (INGRISCH 1983) relativ unabhängig von der Präsenz besonderer Eiablagehabitate. Diese geringe Bindung an ein besonders strukturiertes Eiablagehabitat könnte der entscheidende Grund für das Vorkommen der Art in den verschiedensten Grünlandgesellschaften sein.

Chorthippus parallelus – Gemeiner Grashüpfer

Der Gemeine Grashüpfer besiedelt im Eidertal alle Grünlandgesellschaften auf Mineralboden, er meidet lediglich das von der Schwesterart *Ch. montanus* besiedelte Feuchtgrünland. Das unspezifische Vorkommen in einer Vielzahl von Grünlandeinheiten ist auch in anderen Räumen typisch für diese Art (FRICKE & NORDHEIM 1992), DETZEL 1998), wo die Art im Gegensatz zum Eidertal auch aus Feuchtgrünland gemeldet wird (WOLF 1987).
Die Art zeigt im Eidertal keine Beschränkung auf besonders strukturierte Eiablagehabitate, dennoch scheinen diese bevorzugt genutzt zu werden. So fand die Eiablage zwar auch in kurz- und langgrasigen Bereichen statt, besonders viele Gelege konnten aber an offenbodenreichen Sonderstandorten nachgewiesen werden. Die Eiablage an Sonderstandorten (Tierbauten) wurde bereits von MARSHALL & HAES (1988) und RICHARDS & WALOFF (1954) beschrieben. Auch OSCHMANN (1973) beobachtete, dass die Larven auf einen engeren Raum beschränkt sind als die Imagines. Seinen Worten nach lässt die größere Stenotopie der Larven gegenüber den Imagines auf einen besonderen Eiablageplatz schließen, denn „je jünger die Larven, desto enger scheint die Population mit diesem verknüpft."

Die Literaturangaben zur Präimaginalökologie widersprechen sich teilweise. So bemerken einige Autoren, dass die Imagines Präferenzen bei der Eiablage zeigen: CHOUDHURI (1958) fand heraus, dass *Ch. parallelus* bevorzugt in lockeren Boden und warmen oder feuchten Sand die Eipakete ablegt. In einem Versuch von KORN-KREMER (1963) zeigte die Art eine leichte Bevorzugung von Sand mit 4 – 32 % Bodenwassergehalt.
Andere Untersuchungen stellen heraus, dass sich *Ch. parallelus* auch bei der Eiablage bzw. in der Embryonalentwicklung sehr euryök verhält. In dem oben erwähnten Versuch von KORN-KREMER (1963) fand die Eiablage auch bei allen anderen Bodenfeuchten statt und nach MARSHALL & HAES (1988) werden Eipakete selbst in harte Böden abgelegt. Den Versuchen von WINGERDEN et al. (1992) zu Folge kann die weitreichende Eurytopie auch in der Robustheit der Embryonen gegenüber Düngungen begründet sein. Selbst bei hohen Düngergaben (bis zu 700 kg N / ha) konnten sie keine Reduktion der Eier pro Gelege und nur eine geringe Verringerung der Gelegezahl feststellen. Darüber hinaus spielt auch die Temperatur für Embryonalentwicklung eine nur geringe Rolle, denn bei suboptimalen Temperaturen läuft die Embryonalentwicklung nur wenig langsamer ab und auch bei für andere Arten letalen Temperaturen sterben die Embryonen noch nicht ab (BRUCKHAUS 1990). Die große ökologische Potenz zeigen auch die Ergebnisse von OSCHMANN (1973), der bei Beschattung oder ungünstiger Exposition einen lediglich verzögerten Larvenschlupf bei *Ch. parallelus* beobachtet hat.
Ein Einfluss von Beweidung auf die Embryonallebensräume ist denkbar und sicherlich vorhanden. Es wurde gezeigt, dass die Imagines besondere Eiablageplätze aufsuchen und dass die Entwicklung an vegetationsarmen und warmen Standorten beschleunigt abläuft, welches sicherlich einen Einfluss auf die Populationsentwicklung hat. Darüber hinaus ist es denkbar, dass an für diese Art extremen Standorten besondere Eiablageplätze vorhanden sein müssen. So tritt die Art möglicherweise nur dann im Feuchtgrünland auf, wenn durch Beweidung (oder andere Pflegemaßnahmen) für ein begünstigtes Mikroklima und besondere Eiablagestellen gesorgt wird. In den meisten Grünlandtypen stellen aber weder die Imagines noch die Embryonen besondere Ansprüche an ihren Lebensraum.

Chorthippus apricarius - Feldgrashüpfer

Der Feldgrashüpfer ist im Eidertal auf mineralische Böden beschränkt und bevorzugt dort die an Brachezeigern reicheren Grünlandeinheiten mit heterogener Vegetationsstruktur. Demnach sind alle Bereiche besiedelt, an denen eine hochwüchsige mit kurzgrasiger Vegetation und diese mit Offenbodenstellen kleinräumig abwechseln. Diese Strukturierung und damit auch der Feldgrashüpfer treten vor allem an Nutzungsgrenzen (z.B. an Zäunen, Gräben, Feld- und Wegrändern,...) auf (RECK 1998, BUCHWEITZ et al. 1990, KÖHLER 2001, HOCHKIRCH & KLUGKIST 1998, MACZEY 1997) auf. Aber auch in vom Menschen unbeeinflussten Lebensräumen tritt dieses charakteristische Muster der Habitatbausteine auf. So beobachtete GÜNTHER (1971), dass auf den leichten und warmen Böden der mit lockerer Vegetation bestandenen Ostsee-Dünen Meck-

lenburg-Vorpommerns der Feldgrashüpfer die vorherrschende Art ist. Das typische Grünland kann aber ebenfalls in hohen Dichten besiedelt sein, solange es eine kleinflächig fleckenhaft verteilte heterogene Vegetationsstruktur aufweist.
Das vergleichsweise stenotope Vorkommen an Saumstrukturen erklärt sich durch die vom Imaginallebensraum abweichenden Ansprüche an den Reproduktionslebensraum. Während sich die Imagines nahezu ausschließlich in der hochwüchsigen (meist horizontal strukturierten) Vegetation aufhalten (PAPEN 2001, SÄNGER 1977), findet die Eiablage an offenbodenreichen Stellen statt. So wurden sowohl Gelege als auch hohe Larvenzahlen nur an solchen Sonderstandorten (Maulfwurfhaufen, Rindertrittstellen) nachgewiesen, die sich in direktem räumlichen Kontakt zu den Imaginallebensräumen befanden (die dann mit bis zu 26 Eipaketen / 0,1 m² außerordentlich hohe Gelegezahlen aufwiesen, obwohl die Individuendichte insgesamt gering war). Auch SÄNGER (1977) hat die Eiablage in offenen Boden zwischen hochwüchsigen Stauden beobachtet und vermutet, dass die Beschattung der Eiablageplätze von besonderer Bedeutung ist – was für besonders insolierte Standorte zutreffen könnte. RECK (1993) betont, dass der Feldgrashüpfer Tierbauten als Eiablageplatz bevorzugt und fand dort durchschnittlich ca. 6 Gelege / 0,1 m². Im sonstigen Lebensraum (Saum, Saumrand und umgebende Nutzfläche) fand er nur geringe Gelegedichten (0,1 Gelege / 0,1 m²). An den Saumrändern im Kontakt zu den Stoppelbrachen wies er im Gegensatz dazu aber die höchsten Larvendichten nach, was doch für eine hohe Bedeutung der Saumränder als Reproduktionshabitat spricht. Im Rahmen der Schlupfkäfig-Untersuchung im Eidertal schlüpften besonders viele Larven auf exponierten oder offenbodenreichen und kurzgrasigen Standorten in unmittelbarer Nachbarschaft zu einer jungen Grünlandbrache (dem bevorzugten Aufenthaltsort der Imagines), während in dieser nur sehr vereinzelt Tiere schlüpften.
Laboruntersuchungen zum Eiablageverhalten des Feldgrashüpfers wurden nur selten durchgeführt. RECK (1993) fand z.B. heraus, dass der Feldgrashüpfer sandiges Substrat bevorzugt und im Wahlversuch Lehmboden meidet.
Während in Südwest-Deutschland Vorkommen des Feldgrashüpfers in Flächen ohne den „Schlüsselfaktor Ackerbau" (RECK 1993) kaum denkbar sind, kommt die Art im Norddeutschen Raum neben einer Reihe von anderen Biotoptypen auch im extensiv beweideten Grünland vor (WINKLER 1999). In beiden Räumen ist das kleinräumige Nebeneinander des Imaginallebensraumes (hochwüchsige Pflanzenbestände) und des Reproduktionshabitates (lockere Offenbodenstellen) charakteristisch für den Feldgrashüpfer. Beweidung kann die Art dann fördern, wenn sie mit einer Besatzdichte durchgeführt wird, bei der sich eine heterogene Vegetationsstruktur entwickelt und auch langfristig erhalten bleibt. Vorteilhaft können sich bei extensiver Beweidung die kräuterreichen kleinflächigen Weidereste auswirken, denn einigen Autoren nach bevorzugen die Imagines des Feldgrashüpfer die eher horizontal orientierten Kräuter gegenüber den vertikal orientierten Gräser. Die Präsenz von Kleinsäugern schafft zahlreiche Reproduktionshabitate, bei Absenz dieser müssen andere zur Eiablage geeignete Strukturen vorhanden sein (anthropogene Störstellen oder sonstige von Tieren verursachte Störstellen wie Ameisenbauten, Wühlstellen diverser Säuger, Trittstellen von Rindern, ...).

Chorthippus montanus - Sumpfgrashüpfer

Der Sumpfgrashüpfer ist in Schleswig-Holstein stark gefährdet und besiedelt ausschließlich nasse bis feuchte, meist von Gräsern dominierte Standorte (WINKLER 2000). Die Beschränkung auf Feuchtstandorte beschreiben zahlreiche Autoren (z.B. HARZ 1960, GÜNTHER 1971, RADLMAIR & LAUẞMANN 1997, WILDERMUTH 1999). Bei der Lebensraumwahl hat die Vegetationsstruktur eine entscheidende Bedeutung (WOLF 1987). Dabei sind den vorliegenden Ergebnissen nach weniger die Ansprüche der Imagines an die Vegetation als die der Embryonen entscheidend.
An den untersuchten Standorten konnten mehr Gelege in den kurzgrasigen als in den langgrasigen Bereichen nachgewiesen werden. An den kurzgrasigen Stellen wiederum wurden in den leicht trittbeeinflussten Stellen 3-fach höhere Gelegedichten als an den ungestörten Stellen festgestellt. Ähnliche Ergebnisse ergaben Versuche mit Schlupfkästen, auch hier schlüpften Larven des Sumpfgrashüpfers nur in häufiger beweideten und deshalb kurzgrasigen Bereichen. Die starke Präferenz der Eiablage in den Boden beschreiben SCHMIDT & BAUMGARTEN (1974) und KORN-KREMER (1963), die Bevorzugung kurzgrasiger Vegetation zur Eiablage wird auch von INGRISCH & BOEKHOLT (1982) genannt.
Laboruntersuchungen ergaben, dass der Sumpfgrashüpfer zwar eine hohe Bodenfeuchte zur Eiablage bevorzugt, in alle anderen Bodenfeuchten wurde jedoch auch Gelege festgestellt (KORN-KREMER 1963).

Stethophyma grossum - Sumpfschrecke

Die Sumpfschrecke ist ein stenotoper Bewohner des Feuchtgrünlandes, wobei im Eidertal sowohl Flutrasen als auch Feuchtwiesen besiedelt sind, ältere Brachestadien dieser Vegetationseinheiten werden gemieden. Die Bevorzugung bestimmter Vegetationseinheiten wird in der Literatur uneinheitlich beschrieben, so betont z.B. WILDERMUTH (1999) die Präsenz von dicht bewachsenen Großseggenriedern im Sumpfschrecken-Lebensraum, während WOLF (1987) auf die Absenz von Großseggenbeständen hinweist. Eine strenge Bindung an bestimmte Vegetationseinheiten ist nicht erkennbar (DETZEL 1998). MALKUS et al. (1996) verdeutlichen die Ansprüche der Sumpfschrecke, indem sie die weite Spanne der besiedelten Lebensraumtypen („naturnahe Feuchtgebiete und nasse Wiesen") nennen und dann auf bisher nicht beachtete weitere Bedürfnisse hindeuten. Ihrer Meinung nach scheint die Sumpfschrecke „an ihren Lebensraum noch weitere recht spezifische Ansprüche zu stellen, da die Habitatbindung sehr eng ist und keineswegs alle Gebiete der genannten Typen besiedelt sind".
In einer von der Sumpfschrecke besiedelten Fläche im Eidertal fanden sich durch Siebungen ermittelte Gelege und Larven nur im beweideten und deshalb kurzgrasigen bzw. an Störstellen reichen Randbereich, währenddessen das angrenzende Großseggenried weder Gelege noch Larven, später jedoch zahlreiche Imagines aufwies. Diese Beobachtung machte auch OSCHMANN (1973), der Larven von *St. grossum* nur in den tiefstgelegenen Bereichen auf feuchtglänzendem Boden fand, Imagines dagegen überall in der Feuchtwiese. Auch MALKUS et al. (1996) erkannten, dass die Imagines weiter im Raum verbreitet sind als die Larven, die sie nur auf feuchten bis nassen Grünlandflächen fanden. Ebenso erwähnt DETZEL (1998) einen eng umgrenzten Aufenthaltsort der Larven.

Der Grund für die vielfach beobachtete Beschränkung des Reproduktionslebensraumes auf besonders nasse Bereiche (MARZELLI 1995) liegt an dem besonders hohen Feuchtigkeitsbedarf der Embryonen (INGRISCH 1983). Hydrologische Unterschiede fielen zwischen den beprobten Stellen im Eidertal jedoch nicht auf, die Gelege sind vielmehr auf eine besonders strukturierte Vegetation beschränkt. Denkbar ist, dass bei einem für erfolgreiche Embryonalentwicklung geeigneten Bodenwasserhaushalt besonders strukturierte Stellen aufgesucht werden, die eine beschleunigte Entwicklung der Embryonen und damit einen zeitigen Larvenschlupf fördern. Da die hygrophilen Arten Mitteleuropas relativ ungünstigen Entwicklungsbedingungen ausgesetzt sind und daher die Entwicklung verzögert abläuft (HARZ 1959, OSCHMANN 1973), könnten optimierte Entwicklungsbedingungen von einer großen Bedeutung sein, vor allem in den kurzen Sommern des nördlichen Mitteleuropas.
Die Sumpfschrecke kann demnach von einer Beweidung profitieren. Einerseits wird durch Beweidung eine Verbrachung der Lebensräume verhindert, bei entsprechend geringen Weidetierdichten und geeignetem Zuschnitt der Weideflächen können durch die entstehenden, kleinräumig unterschiedlichen Nutzungsintensitäten besonders geeignete bzw. möglicherweise sogar essentielle Reproduktionslebensräume geschaffen werden. Die Ziele der aktuell intensiv diskutierten extensiven und großflächigen Weidelandschaften finden sich in dem von MALKUS et al. (1996) formulierten Optimallebensraum der Sumpfschrecke wieder, denn dieser „stellt sich als ein kleinräumiges Mosaik unterschiedlicher Habitate mit wechselnden Bewirtschaftungsweisen dar: Brachen, Gräben und Wiesenflächen, die zu unterschiedlichen Zeitpunkten (...) beweidet werden, sollten miteinander verbunden sein. Wichtig sind außerdem Areale, die zeitweilig überschwemmt werden und über lange Zeit des Jahres eine niedrige Vegetation aufweisen."

Zusammenfassende Diskussion der Bedeutung der Strukturierung von Grünland durch Beweidung für die Reproduktion von Feldheuschrecken

Zahlreiche Untersuchungen haben sich mit der Bedeutung unterschiedlicher Bewirtschaftungsweisen und unterschiedlicher Grünlandtypen für die Eignung von Flächen als Lebensraum für Feldheuschrecken befasst. In vielen Fällen werden dabei Zusammenhänge zwischen der Qualität ausgewählter Lebensraumeigenschaften und der Präsenz oder Dichte bestimmter Lebensstadien errechnet. Dass dabei nicht alle Lebensstadien in die Betrachtung einbezogen werden und damit essentielle Ansprüche der Art (und dazu zählen alle Lebensstadien) an den Lebensraum auch leicht übersehen werden können, führt leicht zu folgenreichen Fehleinschätzungen. Dieses verdeutlicht das von BRUCKHAUS & DETZEL (1998) angeführte Beispiel der Lebensraumansprüche von *Conocephalus discolor*, die ihr Eier oberirdisch in Pflanzenteile ablegt. Die Art wurde wegen ihres fast ausschließlichen Vorkommens an Feuchtstandorten lange Zeit als streng hygrophil eingestuft. Die Beschränkung auf Feuchtstandorte liegt jedoch keineswegs in der vermeintlichen Hygrophilie der Art begründet. Neben der Feuchte eines Standortes hat auch die Nutzungsweise eine entscheidende Bedeutung für den Lebenszyklus der Art. Die Mahd im Feuchtgrünland erfolgt in der Regel erst nach dem Schlüpfen der Larven, währenddessen die trockeneren Standorte sehr viel früher im Jahr genutzt werden und daher die *Conocephalus*-Eier zusammen mit der Vegetation entfernt werden, womit ein späteres Vorkommen der Imagines sehr unwahrscheinlich wird. Spät bzw. nur sporadisch genutzte Lebensräume auf trockenen Standorten können dementsprechend von der Art besiedelt sein.

Dieses macht deutlich, dass ein Schlüssel zu den Ansprüchen einer Art an ihren Lebensraum der Eiablageort bzw. das für die Embryonalentwicklung geeignete Habitat ist, das in vielen Fällen von den Imaginalhabitaten abweicht. Zum Verständnis der Lebensraumansprüche einer Art ist es wichtig, dass die Ansprüche aller Lebensstadien berücksichtigt werden und nach den entscheidenden habitatdeterminierenden Faktoren gesucht wird. Denn auch noch so gut durchgeführte, aber oft nicht mehr durchschaubare Verrechnungen von Lebensraumqualitäten und Artvorkommen bringen wenig Erkenntnisse, wenn entscheidende Lebensstadien so behandelt werden, als existierten sie nicht.
Dieses verdeutlichen viele der im Eidertal als Gelege oder als Larven in Schlupfkäfigen nachgewiesenen Arten, die eine z.T. sehr deutliche Bevorzugung besonders strukturierter Eiablagehabitate erkennen lassen (Tab. 2). Aussagekräftige Vergleichsdaten zu Gelegedichten der Feldheuschrecken sind leider nur vereinzelt in der Literatur zu finden. Extrem hohe Gelegedichten fanden z.B. STOWER et al. (1958), zit. in UVAROV 1977) mit umgerechnet 23,4 Gelegen / 0,1 m² (über fast 7 m² hinweg). Von *Calliptamus italicus* können bis zu 400 Gelege / 0,1 m² gefunden werden (FILIP'EV 1926, zit. in UVAROV 1977). Für die hier untersuchten Arten fanden sich außer den bereits genannten keine Vergleichszahlen. Vermutlich vor allem, weil die Methode der Dichteermittlung sehr zeitaufwändig ist und nur selten angewandt wird (z.B. INGRISCH & KÖHLER 1998, GRAYSON & HASSALL 1985, RICHARDS & WALOFF 1954).

Tab. 2: Die Eiablageorte der untersuchten Feldheuschreckenarten im Eidertal (-: keine Eiablage bzw. Gelege beobachtet, ○: Eiablage selten, ⦿: bevorzugter Eiablageort, ●: obligater Eiablageort)

Art	Kurz-grasig	Lang-grasig	Sonder-standorte	Erläuterung
Ch. albomarginatus (Min.-Boden)		○	⦿	Kleinklimatisch begünstigte Standorte bevorzugt, aber nicht obligat
Ch. albomarginatus (Moorboden)	-	-	○	Gelege nur im störstellenreichen, kurzgrasigen Feuchtgrünland
Ch. apricarius	-	-	●	(Lockere) Offenbodenstellen aller Art sind möglicherweise obligat
Ch. montanus	○	-	⦿	Kleinklimatisch begünstigte Standorte bevorzugt, aber nicht obligat
Ch. parallelus	○	○	⦿	Kleinklimatisch begünstigte Standorte bevorzugt, aber nicht obligat
S. grossum	- (?)	- (?)	⦿	Nur einzelne Larven/Gelege in lang- / kurzgrasigen ungestörten Bereichen, hohe Dichten an Sonderstandorten

Tiere als Habitatbildner

Diverse Autoren richteten ihr Augenmerk auf die Nutzung von Tierbauten als Eiablageplatz. So ist bereits IL'ENKO (1935) aufgefallen, dass einige Arten ihre Gelege bevorzugt auf temperaturbegünstigten Ameisenbauten ablegen. Diese Beobachtung findet sich auch in der Arbeit von RICHARDS & WALOFF (1954), die eine Präferenz mehrerer Arten für eine Eiablage in Ameisenbauten ermittelten. Auch RECK (1993) wies eine Bevorzugung von Ameisenbauten als Eiablageplatz für den Feldgrashüpfer nach und BLISS et al. (2002) zeigten, dass auch das Grüne Heupferd Ameisenbauten als Eiablageplatz nutzen kann. Ähnliches berichten CHERILL & BROWN (1990), die eiablagebereite Warzenbeißer-Weibchen dabei beobachteten, wie sie die schützende Vegetation verließen und die Eier im offenen Gelände in kleinen Offenbodenbereichen ablegten. OSCHMANN (1973) bemerkte eine Konzentration junger Larven von *St. stigmaticus* auf alten Ameisenhaufen, führt dieses aber auf den bevorzugten Aufenthaltsort der Larven und nicht auf deren Schlupfort zurück.
Gerade Ameisenhaufen können jedoch auch eine tödliche Falle für die schlüpfenden Feldheuschrecken darstellen. Am 14.05.2001 konnten mehrfach Ameisen dabei beobachtet werden, wie sie frisch geschlüpfte und sich gerade von der Eihaut befreiende Erstlarven ergriffen und verschleppten. Aus mehreren während der Beobachtungszeit geschlüpften Larvenpulks wurden Larven ohne sichtbare Gegenwehr bis in den Ameisenbau hinein verschleppt, andere konnten sich nach kurzer Zeit lösen, mitunter auf Kosten eines Hinterbeines. Während der Beobachtungszeit von 45 min wurden sieben der 23 Erstlarven von Ameisen verschleppt. Ähnliche Beobachtungen machte auch RECK (mdl. Mitteilung).

Bedeutung der Rinder

Die Bedeutung der Beweidung für die Reproduktion ist nicht so offensichtlich, wie die Bedeutung der Tierbauten – abgesehen von den durch Rinder geschaffenen Bodenverletzungen wie Trittsiegeln und Wurf- oder Wühlstellen. Aus den eigenen Beobachtungen und der Literaturrecherche heraus wird folgende noch zu prüfende Hypothese formuliert, die für die im obigen Text behandelten (Gelege in den Boden ablegende) Arten gilt: In sehr offenbodenreichen Biotoptypen (z.B. lückige Sandmagerrasen, Kiesabbaustellen, Ruderalflächen, Rand großflächiger Trittstellen im Niedermoor) sind sehr große Teile der Fläche geeignete Embryonalentwicklungsräume (Verteilung der Gelege homogen im Raum), während gleichzeitig das mangelnde Angebot an Imaginallebensräumen limitierend wirken kann. Mit zunehmendem Bestandesschluss nimmt die Fläche der geeigneten Embryonallebensräume ab (starke Klumpung der Gelege an diesen Stellen), während gleichzeitig die Verfügbarkeit von Nahrung und Imaginallebensräumen nur noch eine geringe Rolle spielt. Die Imagines der genannten Arten können selbst in geschlossenen und hochwüchsigen Vegetationsdecken (z.B. des hochproduktiven Grünlands, der Seggenriede oder der eutrophen Grünlandbrachen) sehr lange überleben (abgesehen von der katastrophalen Wirkung von Eingriffen wie Mahd oder Bodenbearbeitung), zunehmend unwahrscheinlicher wird jedoch die Reproduktion der Arten wegen der nicht vorhandenen Embryonalentwicklungsräume (Abb. 10) (siehe WINGERDEN et al. (1992): Düngung führt zu mehr

pflanzlicher Biomasse und damit geringeren Temperaturen an der Bodenoberfläche, welches die Entwicklung der Embryonen beeinflusst).

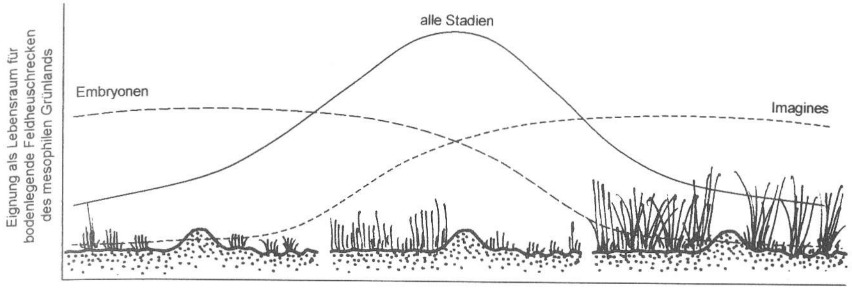


Abb. 10: Abhängigkeiten der Feldheuschrecken von der Vegetation und Offenbodenstellen (in Anlehnung an WINGERDEN et al. 1991): Während in kurzgrasigen, offenbodenreichen Lebensräumen (links) gute Eiablagehabitate und Embryonalentwicklungsbedingungen vorhanden sind, sind in hochwüchsigen, mit geschlossener Vegetationsdecke versehenen Flächen (rechts) nur die Ansprüche der Imagines (ohne Eiablage) erfüllt. Gute Bedingungen für alle Lebensstadien sind nur dann gegeben, wenn besonnte Offenbodenstellen und kurzgrasiges Grünland in erreichbarer Nähe von hochwüchsigen Bereichen vorkommen und sich sowohl die Embryonen erfolgreich entwickeln können als auch die Imagines ihre bevorzugten Aufenthaltsorte vorfinden.

Genau diese Entwicklung konnten BLISS et al. (2002) verfolgen (gekürzt wiedergegeben): „Mit fortschreitender Sukzession nehmen die Anteile unbewachsener Böden stetig ab. Sie sind beschränkt auf biogene Störstellen, die das Angebot an locker-sandigen Mikrohabitaten aufrechterhalten. Die Tierbauten dürften damit für die Reproduktion der Heuschrecken zunehmend bedeutsam werden." Diesen Beobachtungen nach können Tierbauten unter bestimmten Bedingungen sonst fehlende Reproduktionslebensräume ersetzen, doch spätestens in hochwüchsiger Vegetation sind selbst diese aufgrund der starken Beschattung nicht mehr zur Eiablage geeignet. Hier müssen Weidetiere durch eine Entnahme von Biomasse dafür sorgen, dass vorhandene Tierbauten weiterhin zur Eiablage genutzt werden können. Für einige Arten (*Ch. albomarginatus, Ch. parallelus*) ist es dabei bereits ausreichend, wenn einige kurzgrasige Stellen innerhalb des hochwüchsigen Grünlandes geschaffen werden. Für andere anspruchsvollere Arten (*Ch. montanus, S. grossum*) reicht den Ergebnissen der gezeigten Untersuchung nach die Präsenz kurzgrasiger Bereiche nicht aus, sie bevorzugen die durch leichten Rindertritt geschaffenen Offenbodenstellen zur Eiablage. Fehlen Tierbauten, können nur die Weidetiere geeignete Eiablagestellen schaffen. Auch WINGERDEN et al. (1991) und LENSINK (1963) haben beschrieben, dass eine erfolgreiche Embryonalentwicklung und zeitiger Larvenschlupf patches mit niedriger und lückiger Vegetation erfordert, währenddessen Larven und Imagines hohe und dichte Vegetation benötigen.

Die Bewertung des Einflusses einer Beweidung auf die Lebensräume der Heuschrecken erfordert somit eine differenzierte Betrachtungsweise. Während die Bedeutung der Vegetationsstruktur für die Imagines vieler Feldheuschreckenarten unumstritten ist und mittlere Beweidungsintensitäten mit größeren Weideresten für viele Arten des mesophilen Grünlandes geeignete Lebensbedingungen bieten, werden durch Rinder verursachte Bodenverletzungen noch weitgehend als „Störungen" beurteilt (DETZEL 1998). Großflächige Trittstellen werden sicherlich weder als Imaginallebensraum noch als Eiablagehabitat genutzt, aber eine im Grünland möglicherweise stark unterschätzte Bedeutung für die Feldheuschrecken haben kleinflächige Offenbodenbereiche, einzelne Trittsiegel oder auch die Randbereiche flächenhafter Trittstellen.

Danksagung

Die Untersuchungen fanden im Rahmen des durch das BMBF geförderten Projekts „Weidelandschaft Eidertal" (Förderungskennzeichen 01LN0001/7) statt. An erster Stelle sei Dr. H. Reck für wertvollste Beiträge vieler Art gedankt, für ihre Arbeitskraft bedanke ich mich neben diversen wissenschaftlichen Hilfskräften bei B. Schönborn, A. Karstedt und M. Zieren. Nicht zuletzt geht mein Dank an Prof. H. Roweck sowohl für die guten Arbeitsbedingungen im Ökologie-Zentrum als auch für die Bereitstellung zusätzlicher Finanzmittel.

Autor:
Björn Schulz
Fachabteilung Landschaftsökologie (Prof. Dr. H. Roweck, Dr. H. Reck)
Ökologie-Zentrum der Christian-Albrechts-Universität zu Kiel
Olshausenstraße 40, 24098 Kiel
mail: bschulz@ecology.uni-kiel.de

Die Merkmale der untersuchten Heuschreckengelege

Da kein deutschsprachiger Bestimmungsschlüssel für die Gelege der heimischen Feldheuschreckenarten verfügbar ist und die bekannten Schlüssel (ZIMIN 1938, WALOFF 1950) nur eingeschränkt verwendbar waren, musste eine eigene Zusammenstellung der Gelegemerkmale erarbeitet werden.

Mit dem folgenden Schlüssel können nur die Gelege der im Eidertal häufigen Feldheuschreckenarten unterschieden werden (*Chorthippus montanus, Ch. parallelus, Ch. apricarius, Ch. albomarginatus, Stethophyma grossum*), die allesamt ihre Eier als Eipaket in die oberste Bodenschicht ablegen.

1	Oberfläche der Eier (Eier, nicht Gelege !) ist mit Sechseck-Netzmuster versehen (Abb. 1)	2
1 *	Oberfläche der Eier ohne solches Muster, mehr oder weniger glatt	3
2	Gelegeoberfläche gleichmäßig rundlich geformt (Abb.2)	*Ch. montanus / parallelus*
2 *	Gelegeoberfläche mit Ausstülpungen durch die innen liegenden (meist zahlreichen, d.h. mind. 12) Eier, Gelege wirkt ausgebeult (Abb. 3)	*Stethophyma grossum*
3	„Deckelchen" (Abb. 4) an der Spitze des Geleges lässt sich leicht entfernen, Schaum gelb, Eier weißlich-gelb	*Ch. apricarius*
3 *	kein solches Deckelchen vorhanden, Schaum braun, zur Gelegewand hin braunschwarz, Eier gelblich	*Ch. albomarginatus*

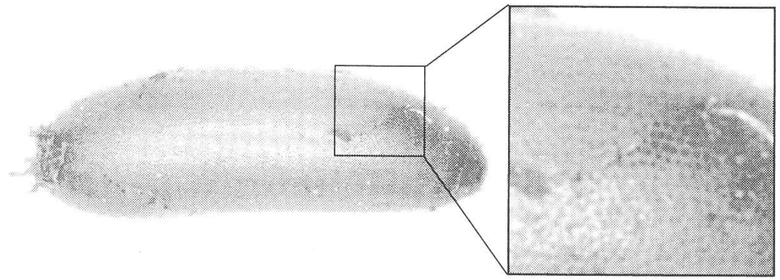


Abb.1: Einzelnes Ei und Vergrößerung der Eioberfläche von *Chorthippus parallelus* oder *Ch. montanus* (die Ei-oberfläche ist wie bei *Stethophyma grossum* von einem Netzmuster überzogen)



Abb. 2: Gelege von *Chorthippus parallelus* oder *Ch. montanus* (in der rechten Bildhälfte liegt das abgetrennte „Deckelchen" mit der für *Chorthippus parallelus* und *Ch. montanus* typischen sehr grobmaschigen Schaumstruktur)

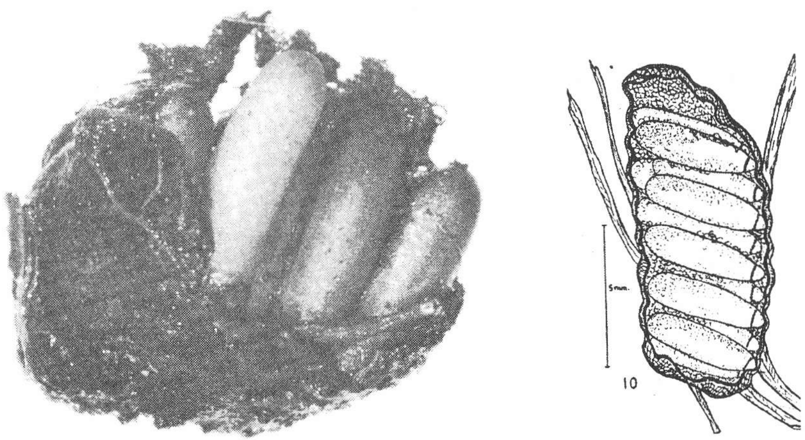


Abb. 3: linkes Bild: Geöffnetes Gelege von *Stethophyma grossum* (neben der genetzten Eioberfläche und der charakteristischen unregelmäßigen Gelegeoberfläche ist auch die große Anzahl von Eiern in diesem Gelege zu erkennen).
Rechtes Bild: Querschnitt durch ein Gelege von *S. grossum*, erkennbar sind die durch die Eier hervorgerufenen Ausbuchtungen der Gelegewand (aus WALOFF, 1950).

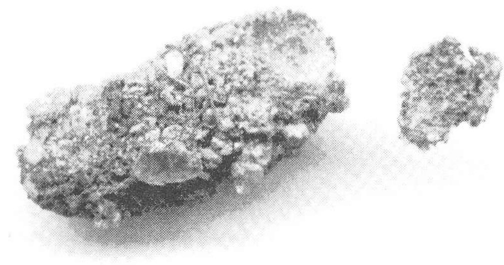


Abb. 4: Gelege von *Chorthippus apricarius* mit geöffnetem Deckelchen (das Entfernen des leicht abklappbaren Deckelchens gibt den Blick auf den gelben Schaum frei; charakteristisch ist auch die gekrümmte Bohnenform des Geleges)

Literatur

BLISS, P., KATZERKE, A., MERKEL, K. & WALLASCHEK, M. (2002): Ameisenhügel als Eiablageorte von Heuschrecken (Saltatoria). Ameisenschutz aktuell 4: 99-105.

BRUCKHAUS, A. (1988): Ökologische Untersuchungen zum Springschreckenvorkommen im Raume Oberwinter (Mittelrhein). Decheniana (Bonn) 151: 126 - 144.

BRUCKHAUS, A. (1990): Bedeutung der Temperatur für die Biotopbindung einiger einheimischer Feldheuschreckenarten. Articulata 5(1): 43-57.

BRUCKHAUS, A. & DETZEL, P. (1998): Eier und Eiablage. In: DETZEL, P. (ed.): Die Heuschrecken Baden-Württembergs. Ulmer, Stuttgart: 51-57.

BUCHWEITZ, M., DETZEL, P. & HERMANN, G. (1990): Zur Bedeutung von Feldrainen als Lebensraum für *Chorthippus apricarius* (L. 1758) (Orthoptera, Saltatoria, Acrididae). Articulata 5(2): 49-58.

CHERILL, A. (2002): Relationship between oviposition date, hatch date and offspring size in the grasshopper *Chorthippus brunneus*. Ecological Entomology 27: 521 - 528.

CHERILL, A. J. & BROWN, V. K. (1990): The habitat requirements of adults of the wart-biter *Decticus verrucivorus* (L.) (Orthoptera: Tettigoniidae) in Southern England. Biological Conservation 53: 145 - 157.

CHLADNY, T. A. & WHITMAN, D. W. (1998): The effects of temperature, soil moisture, and ventilation on the eggs of the grasshopper *Romalea guttata*. Transactions of the Illinois State Academy of Science 91(3/4): 155 - 159.

CHOUDHURI, J. C. B. (1958): Experimental studies on the choice of oviposition sites by two species of *Chorthippus* (Orthoptera: Acrididae). J. Anim. Ecol. 27: 201 - 216.

DETZEL, P. (1998). Die Heuschrecken Baden-Württembergs. Ulmer, Stuttgart. 580 S.

DÜLGE, R., MEYER, S. & RAHMEL, U. (1992): Saltatoria und Vegetation - Heuschrecken als Bioindikatoren zur Grünlandbewertung. Beiträge zur Biotop- und Landschaftsbewertung. Verlag Ökologie u. Faunistik R. Eikhorst. Duisburg,: 103 - 118.

FILIP'EV, I. N. (1926): Injurious insects and other animals in U.S.S.R. in the years 1921 - 1924. No. 2. Acridoidea. Trudy. prikl. Ent. 13: 57 - 176.

FISHER, J. R. (1992): Location of egg-pods of *Aulocara elliottii* (Orthoptera: Acrididae) in a field of crested wheatgrass in Montana. Journal of the Kansas Entomological Society 65(4): 416 - 420.

FRICKE, M. & NORDHEIM, H. V. (1992): Auswirkungen unterschiedlicher landwirtschaftlicher Bewirtschaftungsweisen des Grünlandes auf Heuschrecken (Orthoptera: Saltatoria) in der Oker-Aue (Niedersachsen) sowie Bewirtschaftungsempfehlungen aus Naturschutzsicht. Braunschw. naturkdl. Schr. 4(1): 59 - 89.

GRAYSON, F. W. L. & HASSALL, M. (1985): Effects of rabbit grazing on population variables of *Chorthippus brunneus* (Orthoptera). Oikos 44: 27 - 34.

GREIN, G. (1990). "Zur Verbreitung der Heuschrecken (Saltatoria) in Niedersachsen und Bremen." Inform. d. Natursch. Niedersachs. 19: 133 - 196.

GÜNTHER, K. (1971): Die Geradflüglerfauna Mecklenburgs (Orthopteroidea und Blattoidea). Faunistische Abhandlungen Staatliches Museum für Tierkunde in Dresden 15(3): 159 - 179.

HARZ, K. (1959): Orthopterologische Beiträge II. Spätes Auftreten von Feldheuschreckenlarven. Nachrichtenblatt Bayerischer Entomologen 8: 83 - 84.

HARZ, K. (1960): Geradflügler oder Orthopteren (Blattodea, Mantodea, Saltatoria, Dermaptera). Die Tierwelt Deutschlands (46): 214 - 229.

HERMANN, G. (1999): Methoden der qualitativen Erfassung von Tagfaltern. In. SETTELE, J., FELDMANN, R. & REINHARDT, R. (eds): Die Tagfalter Deutschlands. Ulmer, Stuttgart: 124 - 143.

HOCHKIRCH, A. & KLUGKIST, H. (1998): Die Heuschrecken des Landes Bremen - Ihre Verbreitung, Habitate und ihr Schutz (Orthoptera: Saltatoria). Abh. Naturw. Verein Bremen 44(1): 3 - 73.

IL'ENKO, M. I. (1935): Contribution on the distribution of egg-pods of Acrididae in different habitats. Izv. Irkutsk. Sta. Zashch. Rast. 2: 87 - 103.

INGRISCH, S. (1983): Zum Einfluss der Feuchte auf den Wasserhaushalt der Eier und die Größe des 1. Larvenstadiums bei mitteleuropäischen Heuschrecken (Orthoptera: Acrididae). Zoologischer Anzeiger 210(5/6): 357 - 368.

INGRISCH, S. (1983): Zum Einfluss der Feuchte auf die Schlupfrate und die Entwicklungsdauer der Eier mitteleuropäischer Feldheuschrecken (Orthoptera: Acrididae). Dtsch. Entomol. Ztschr. 30 (1/3): 1-15.

INGRISCH, S. & BOEKHOLT, I. (1982): Zur Wahl des Eiablageplatzes durch mitteleuropäische Saltatoria. Zool. Beitr. N. F. 28: 33 - 46.

INGRISCH, S. & KÖHLER, G. (1998): Die Heuschrecken Mitteleuropas. Westarp Wissenschaften, Magdeburg: 460 S.

KARELINA, R. I. (1957): The problem of the biology of the White-Striped Grasshopper in the Central Yakutia. Uchen. Zap. yakutsk. gos. Univ. 1: 99 - 119.

KIECHLE, J. (1998): *Chorthippus albomarginatus*. In: DETZEL, P. (ed.): Die Heuschrecken Baden-Württembergs. Ulmer, Stuttgart: 502 - 508.

KÖHLER, G. (2001): Fauna der Heuschrecken (Ensifera et Caelifera) des Freistaates Thüringen. Naturschutzreport 17: 378 S.

KORN-KREMER, H. (1963): Beiträge zur Analyse des Männchen-Gesangs und zur Biologie von *Chorthippus montanus* Charp. 1825 (Orthoptera: Acrididae). Z. wiss. Zool. 168: 133 - 183.

KÜHN, N., LAUßMANN, H., PFADENHAUER, J. & PLACHTER, H. (1996): Abhängigkeiten der Heuschrecken (Orthoptera: Saltatoria) von der Vegetation im Wirtschaftsgrünland. Verhandlungen der Gesellschaft für Ökologie 26: 721 - 728.

LENSINK, B. M. (1963): Distributional ecology of some Acrididae (Orthoptera) in the dunes of Voorne, Netherlands. Tijdschr. Entomol. 106: 357 - 443.

MACZEY, N. (1997): Bewertung von Heuschreckenzönosen (Insecta: Saltatoria) in Grünland- und Saumbiotopen der Ise-Niederung, Niedersachsen. Braunschw. naturkdl. Schr. 5(2): 371 - 391.

MALKUS, J., REICH, M. & PLACHTER, H. (1996): Ausbreitungsdynamik und Habitatwahl von *Mecosthetus grossus* (L., 1758) (Orthoptera: Acrididae). Verhandlungen der Gesellschaft für Ökologie 26: 253 - 258.

MARSHALL, J. A. & HAES, E. C. M. (1988): Grasshoppers and allied insects of Great Britain and Ireland. Harley Books, Colchester: 254 S.

MARZELLI, M. (1995): Habitatansprüche, Populationsdynamik und Ausbreitungsfähigkeit der Sumpfschrecke (*Mecosthetus grossus*) auf einer Renaturierungsfläche. Dissertation Julius-Maximilians-Universität, Würzburg: 142 S.

OSCHMANN, M. (1968): Bestimmungstabellen für die Larven mitteldeutscher Orthopteren. Deutsche Entomologische Zeitschrift 16: 277-291.

OSCHMANN, M. (1973): Untersuchungen zur Biotopbindung der Orthopteren. Faun. Abh. Mus. Tierk. Dresden 4(21): 177 - 206.

PAPEN, M. (2001): Verhaltensspezifische Mikrohabitatnutzung von *Chorthippus apricarius* (Linné, 1758) im Bremer Grünland. Diplomarbeit am Fachbereich 2 der Universität Bremen: 67 S.

RADLMAIR, S. & LAUßMANN, H. (1997): Auswirkungen extensiver Beweidung und Mahd von Moorstandorten in Süddeutschland auf die Heuschreckenfauna (Saltatoria). Verhandlungen der Gesellschaft für Ökologie 27: 199 - 205.

RECK, H. (1993): Haben Tierbauten eine Bedeutung als Habitatbaustein für den Feldgrashüpfer (*Chorthippus apricarius* L. 1758)? Articulata 8(1): 45-51.

RECK, H. (1998): *Chorthippus apricarius*. In: DETZEL, P. (ed.): Die Heuschrecken Baden-Württembergs. Ulmer, Stuttgart: 470 - 479.

RECK (2003): Tierökologie und Planung: Die Eignung art- und populationsorientierter Ansätze für die Umweltplanung, untersucht am Beispiel des Überlebens des Feldgrashüpfers (*Chorthippus apricarius* L. 1758) in Agrarlandschaften. Habilitationsschrift, Universität Kiel. 413 S.

RICHARDS, O. W. & WALOFF, N. (1954): Studies on the biology and population dynamics of British grasshoppers. Anti-Locust Bulletin 17: 1 - 182.

SÄNGER, K. (1977): Über die Beziehungen zwischen Heuschrecken (Orthoptera: Saltatoria) und der Raumstruktur ihrer Habitate. Zool. Jb. Syst. 104: 433 - 488.

SCHMIDT, G. H. & BAUMGARTEN, M. (1974): Untersuchungen zur räumlichen Verteilung, Eiablage und Stridulation der Saltatorien am Sperbersee im Naturpark Steigerwald. Abhandlungen des Naturwissenschaftlichen Vereins Würzburg. 15: 33 - 83.

STOWER, W. J., POPOV, G. B. & GREATHEAD, D. J. (1958): Oviposition behaviour and egg mortality of the Desert Locust (*Schistocerca gregaria* Forskal) on the coast of Eritrea. Anti-Locust Bulletin 30: 1 - 33.

UVAROV, B. (1977): Grasshoppers and Locusts - A Handbook of General Acridology. London, Centre for Over-seas Pest Research.

WALOFF, N. (1950): The egg pods of british short-horned grasshoppers (Acrididae). Proc. R. ent. Soc. London 25: 115 - 126.

WILDERMUTH, H. (1999): Die Heuschrecken und Grillen (Orthoptera) der Drumlinlandschaft Zürcher Oberland (Schweiz). Mitt. Entomol. Ges. Basel 49(2): 42 - 70.

WINGERDEN, W. K. R. E. VAN, KREFELD, A. R. VAN & BONGERS, W. (1992): Analysis of species composition and abundance of grasshoppers (Orthoptera: Acrididae) in natural and fertilized grasslands. Journal Of Applied Entomology 113(2): 138 - 152.

WINGERDEN, W. K. R. E. VAN, MUSTERS, J. C. M. & MAASKAMP, F. I. M. (1991): The influence of cattle grazing intensity on grasshopper abundance (Orthoptera: Acrididae). Proc. Exper. & Appl. Entomol.(2): 28 - 34.

WINKLER, C. (1999): Entwicklung von Strategien für den Heuschreckenschutz in Schleswig-Holstein. Diplomarbeit, Geographisches Institut der CAU, Kiel: 140 S.

WINKLER, C. (2000): Rote Liste der in Schleswig-Holstein gefährdeten Heuschrecken (Saltatoria). Landesamt für Natur und Umwelt Schleswig-Holstein: 52 S.

WOLF, K. (1987). Die Heuschreckenfauna (Orthoptera: Saltatoria) in ausgewählten Feucht- und Nasswiesenbrachen im südlichen Pfälzerwald. Beiträge zur Biologie der Grünlandbrachen im Südlichen Pfälzerwald 12: 221 - 239.

ZIMIN, L. S. (1938). Les Pontes des Acridiens - Morphologie, Classification et Écologie. Moskwa, Leningrad. 83 S.